

# 外源 $\gamma$ -氨基丁酸对蛇龙珠葡萄果实糖酸代谢的影响

王宇航<sup>1</sup>, 韩爱民<sup>1</sup>, 张立梅<sup>1</sup>, 李斗<sup>1</sup>, 金鑫<sup>1</sup>, 王春恒<sup>1</sup>, 冯丽丹<sup>2</sup>, 杨江山<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070; <sup>2</sup>甘肃省葡萄酒产业技术研发中心, 兰州 730070)

**摘要:**【目的】探讨外源 $\gamma$ -氨基丁酸(GABA)对葡萄果实糖酸积累及代谢的影响。【方法】以蛇龙珠葡萄为试材,于开花期、坐果期、膨大期和转色期分别用5 mmol·L<sup>-1</sup>(T1)、10 mmol·L<sup>-1</sup>(T2)、15 mmol·L<sup>-1</sup>(T3)、20 mmol·L<sup>-1</sup>(T4)的GABA溶液进行叶面喷施,以喷施蒸馏水作为对照(CK),研究其对葡萄果实发育过程中糖、酸组分含量以及相关代谢酶活性的影响。【结果】叶面喷施GABA溶液能显著提高葡萄果实可溶性糖含量,T2处理显著提高蔗糖、葡萄糖和果糖含量,蔗糖合成酶合成方向(SuSy-s)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、酸性转化酶(AI)及中性转化酶(NI)活性均显著提高。GABA处理均能显著提高谷氨酸脱羧酶(GAD)活性和果实GABA含量。适宜浓度GABA处理能显著提高葡萄果实草酸、酒石酸、富马酸、柠檬酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、苹果酸含量,酸代谢相关酶活性均显著提高。GABA与NI、柠檬酸呈极显著正相关,与SPS、草酸、线粒体鸟头酸酶(Mit-ACO)呈显著正相关。【结论】外源GABA通过提高蔗糖合成相关酶、转化酶活性和有机酸代谢酶活性,提高了葡萄果实葡萄糖、果糖、苹果酸、酒石酸等有机酸含量,进而改善了葡萄风味品质。

**关键词:**蛇龙珠葡萄; $\gamma$ -氨基丁酸;蔗糖代谢;有机酸代谢

中图分类号:S663.1

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2023)04-0699-13

## Effects of exogenous $\gamma$ -aminobutyric acid spray on sugar and acid metabolism in Cabernet Gernischet grape berries

WANG Yuhang<sup>1</sup>, HAN Aimin<sup>1</sup>, ZHANG Limei<sup>1</sup>, LI Dou<sup>1</sup>, JIN Xin<sup>1</sup>, WANG Chunheng<sup>1</sup>, FENG Lidan<sup>2</sup>, YANG Jiangshan<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; <sup>2</sup>Research and Development Center of Wine Industry in Gansu Province, Lanzhou 730070, Gansu, China)

**Abstract:**【Objective】Sugars and organic acids are metabolites that affect fruit quality, and together with volatile substances, determine the flavor quality of fruit. Appropriate sugar and acid content of wine grapes determine the flavor and quality of the wine. At present, the accumulation of sugar and organic acids in grapes is mainly improved through the regulation and cultivation measures of environmental factors such as temperature, light, water and soil. The main sugars are glucose and fructose, and the organic acids are mainly tartaric acid and malic acid, and also contain a small amount of succinic acid, oxalic acid and citric acid in grape berries. The synthesis and accumulation of sugars and organic acids are mainly regulated by sucrose metabolism-related enzymes and tricarboxylic acid cycle-related enzymes in berries.  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) is a growth regulator widely present in plants, which can affect the accumulation of organic acids through the tricarboxylic acid cycle. In this study, the wine grape Cabernet Gernischet was used as the test material, and the grapevines were treated with different concentrations of GABA at each growth stage to determine the sugar and acid components, sugar and acid metabolism, and GABA synthesis-related enzyme activities. The purpose was to investigate the effect of GABA on the ripening process of grape berries, and provide a theoretical basis for improving quality and yield in agricultural production. 【Methods】The foliar spray with 5 mmol·L<sup>-1</sup>

收稿日期:2022-08-22 接受日期:2022-11-18

基金项目:甘肃省科技计划项目(21CX6NA080);甘肃省科技重大专项(18ZD2NA006-4)

作者简介:王宇航,男,硕士,主要从事果树栽培与生理研究。Tel:15319664870, E-mail:957207643@qq.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel:13993124338, E-mail:yangjs@gsau.edu.cn

(T1), 10 mmol·L<sup>-1</sup> (T2), 15 mmol·L<sup>-1</sup> (T3), and 20 mmol·L<sup>-1</sup> (T4) GABA solution were carried out at the flowering stage, berry setting stage, expansion stage and veraison stage, and the distilled water spray served as the control (CK). The contents of GABA, total soluble sugar, glucose, fructose, sucrose, oxalic acid, tartaric acid, shikimic acid, fumaropimamic acid, citrate acid,  $\alpha$ -ketoglutaric acid, malate and glutamic acid as well as the activities of decarboxylase, sucrose metabolism-related enzymes and organic acid metabolism-related enzymes were determined. 【Results】 (1) The foliar spraying with GABA solution significantly increased the soluble sugar content in grape berries. The appropriate concentration of GABA treatment significantly increased the sucrose, glucose and fructose contents, and the activities of sucrose synthase synthesis (SuSy-s), sucrose phosphate synthase (SPS), acid invertase (AI), and neutral invertase (NI) significantly increased in grape berries, among which, the contents of total soluble sugar, sucrose, glucose and fructose with T2 treatment at the mature stage were 0.09, 0.63, 0.33 and 0.48 times more than those with CK, respectively. (2) The different concentrations of GABA significantly enhanced glutamate decarboxylase (GAD) activity and GABA content, among which, the GABA content with T3 treatment was 2.93 times more than that with CK at the maturity stage. (3) The appropriate concentration of GABA treatment can significantly increase the contents of oxalic acid, tartaric acid, fumaropimamic acid, citrate acid,  $\alpha$ -ketoglutaric acid and malate in grape berries. Among them, oxalic acid, tartaric acid, fumaropimamic acid, citrate acid,  $\alpha$ -ketoglutaric acid and malate contents with T2 treatment at the mature stage were 1.21, 1.08, 0.49, 2.26, 3.41 and 1.11 times more than that with CK, respectively. The activity of citrate acid synthase (CS), aconitic acid enzyme (ACO), isocitrate dehydrogenase (NAD-IDH), phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC), malate dehydrogenase (NAD-MDH) and malate enzyme (NADP-ME) significantly increased with T2 treatment. (4) The correlation analysis indicated that GABA had an extremely significant positive correlation with NI activity and citric acid contents, and had a positive correlation with SPS, oxalic acid and Mit-ACO. The sucrose content had a very significant positive correlation with soluble sugar, glucose, fructose contents and SuSy-s activity, and an extremely significant negative correlation with SuSy-c and NI activities. In addition, the glucose and fructose contents were significantly and positively correlated with soluble sugar, sucrose contents and SuSy-s activity, negatively correlated with SuSy-c and NI activities, and significantly and negatively correlated with AI activity. The tartaric acid content was extremely positively correlated with oxalic acid, fumaropimamic acid contents and ME activity, and significantly and positively correlated with citrate acid content and MDH activity. The malate content was extremely positively correlated with GAD activity, shikimic acid content, MDH and PEPC activities, significantly and positively correlated with Mit-ACO activity, and significantly and negatively correlated with CS, IDH and ME activities. 【Conclusion】 Exogenous GABA promoted the sucrose accumulation by increasing the activities of SuSy-s and SPS and inhibiting the activity of SuSy-c, and promoted the accumulation of glucose and fructose by increasing the activities of AI and NI. Exogenous spraying with GABA increased GABA biosynthesis by increasing GAD activity, thereby increasing the rate of the TCA cycle, the activities of CS, ACO, NAD-IDH, PEPC and NAD-MDH, and NADP-ME activity were significantly improved, promoting the accumulation of oxalic acid, tartaric acid, shikimic acid, fumaropimamic acid, citrate acid,  $\alpha$ -ketoglutaric acid and malate, and then improved the grape flavor quality, with the best efficacy of 10 mmol·L<sup>-1</sup> GABA treatment.

**Key words:** Cabernet Gernisch grape;  $\gamma$ -Aminobutyric acid; Sucrose metabolism; Organic acid metabolism

糖和有机酸是影响果实品质的重要代谢物质,与挥发性物质一起决定果实的风味品质<sup>[1]</sup>。酿酒葡萄适宜的糖和酸含量是决定葡萄酒风味品质的重要因素,葡萄果实中最主要的可溶性糖是葡萄糖和果糖,有机酸主要为酒石酸和苹果酸,此外还含有少量的琥珀酸、草酸和柠檬酸,糖和有机酸的合成与积累主要受蔗糖代谢相关酶和三羧酸循环相关酶的调控<sup>[2]</sup>。目前生产中主要通过温度、光照、水分、土壤等环境因素的调控和栽培措施来提高葡萄果实糖分和有机酸的积累<sup>[3]</sup>。

$\gamma$ -氨基丁酸(GABA)是一种广泛存在于植物体内的四碳非蛋白氨基酸,GABA支路途径是GABA通过谷氨酸脱羧酶(GAD)生物合成,并绕过TCA循环中2种关键酶 $\alpha$ -酮戊二酸脱氢酶( $\alpha$ -KGDH)和琥珀酰辅酶A连接酶(SCS)的反应,最后以琥珀酸的形式返回三羧酸循环<sup>[4]</sup>。研究表明,外源GABA处理可以提高采后苹果果实中草酸、苹果酸、鸟头酸、琥珀酸的水平<sup>[5]</sup>。Faraj等<sup>[6]</sup>的研究结果表明GABA处理提高了柑橘叶片中琥珀酸水平,并且提升了GABA转氨酶(GABA-T)、琥珀酸半醛脱氢酶(SSADH)、苹果酸脱氢酶和琥珀酸脱氢酶等的活性;GABA在碳代谢与氮代谢之间也发挥重要作用,谷氨酸脱羧酶(GAD)作为GABA合成的关键酶,在GAD基因敲除的拟南芥中发现,拟南芥种子中可溶性糖和有机酸含量明显下降<sup>[7-8]</sup>。但外源GABA在葡萄果实发育过程中对果实糖酸积累及代谢的影响鲜有报道。因此,笔者在本研究中以10年生酿酒葡萄蛇龙珠为试材,对葡萄叶片进行不同浓度GABA处理,通过测定葡萄果实糖酸组分、糖酸代谢及GABA合成相关酶活性,探讨GABA对葡萄果实发育过程中糖酸代谢机制和GABA代谢的影响,以期为酿酒葡萄优质生产提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验在甘肃农业大学食品科学与工程学院露地葡萄园进行,供试品种为10年生酿酒葡萄品种蛇龙珠,株行距为0.75 m×1.5 m,单干双臂Y形整形,南北走向。

### 1.2 试验设计

试验共设4个GABA浓度处理:5(T1)、10(T2)、15(T3)、20 mmol·L<sup>-1</sup>(T4),以蒸馏水处理为对照(CK),于盛花期、坐果期、膨大期、转色期对长势一致、无病虫害的植株进行叶面喷施,以叶片开始滴液为准,每个处理设3个重复,每个重复5株。果实采样时间为处理后第3天上午8:00,成熟期再取样1次,每株随机选取1穗葡萄,冰盒贮运至实验室,液氮冷冻后放入超低温冰箱备用。

**1.3 果实可溶性总糖、糖组分含量及蔗糖代谢相关酶活性测定**

可溶性总糖含量采用蒽酮硫酸法测定<sup>[9]</sup>,使用高效液相色谱仪(美国Waters Acuity Arc)参照贺雅娟等<sup>[10]</sup>的方法进行果实蔗糖、葡萄糖和果糖含量的测定。葡萄果肉加液氮研磨后称取0.5 g,加入5 mL 80%乙醇,35 °C超声提取20 min,12 000 r·min<sup>-1</sup>离心15 min,重复提取2次,每次加80%乙醇2 mL,合并上清液,定容至10 mL,真空离心浓缩仪旋转蒸发至全干(60 °C),用1 mL超纯水1 mL乙腈复溶,用0.22 μm有机相微孔滤膜过滤后加入样品瓶中待测。色谱条件:XBridge BEH Amide色谱柱(4.6 mm×150 mm,2.5 μm),柱温40 °C,流动相为75%乙腈、0.2%乙胺以及24.8%超纯水,流速0.8 mL·min<sup>-1</sup>,进样量10 μL,检测波长为254 nm。蔗糖、葡萄糖和果糖的标准曲线分别为 $y=110\ 269\ x-9\ 598.4$ , $R^2=0.999\ 3$ ; $y=110\ 132\ x-9\ 849.6$ , $R^2=0.999\ 4$ ; $y=104\ 844\ x-10\ 395$ , $R^2=0.999\ 2$ 。

SuSy-s(蔗糖合酶合成方向)、SuSy-c(蔗糖合酶分解方向)、SPS(蔗糖磷酸合成酶)、AI(酸性转化酶)、NI(中性转化酶)酶液提取参考文献[11]的方法,酶活性测定参考文献[12]的方法。以鲜质量计。

### 1.4 果实GAD、GABA、有机酸组分含量及有机酸代谢相关酶活性测定

GAD酶液提取及酶活性测定采用文献[13]的方法,GABA含量测定采用文献[14]的方法。果实草酸、酒石酸、莽草酸、富马酸、柠檬酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、苹果酸含量测定参考文献[15]的方法,葡萄果肉加液氮研磨后称取1.5 g,加入7.5 mL超纯水,4 °C、10 000 r·min<sup>-1</sup>离心10 min,用0.22 μm水相微孔滤膜过滤,将滤液加入样品瓶中待测,使用美国Waters Acuity Arc高效液相色谱仪,亚特兰蒂斯T3柱(4.6 mm×150 mm,3 μm),流动相为20 mmol·L<sup>-1</sup>NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>溶液(用H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>将pH调至2.7),流速为0.50 mL·min<sup>-1</sup>,柱温为30 °C,检测波长为210 nm,进样量为20 μL。草酸、酒石酸、莽草酸、富马酸、

柠檬酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、苹果酸的标准曲线分别为  
 $y=28071704.2607x-2742.2932, R^2=0.9994$ 、 $y=4250792.4528x-3184.6065, R^2=0.9991$ 、 $y=102070x-30412, R^2=0.9979$ 、 $y=174769.7799x+13427.7049, R^2=0.9998$ 、 $y=18989x-43769, R^2=0.9995$ 、 $y=1721625.7442x+5796.6739, R^2=0.9999$ 。

CS(柠檬酸合酶)、Cyt-ACO(细胞质鸟头酸酶)、Mit-ACO(线粒体鸟头酸酶)、NAD-IDH(NAD-异柠檬酸脱氢酶)、PEPC(磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶)、NAD-MDH(NAD-苹果酸脱氢酶)、NADP-ME(NADP-苹果酸酶)酶液提取及活性测定参考文献[16-17]的方法,以鲜质量计。

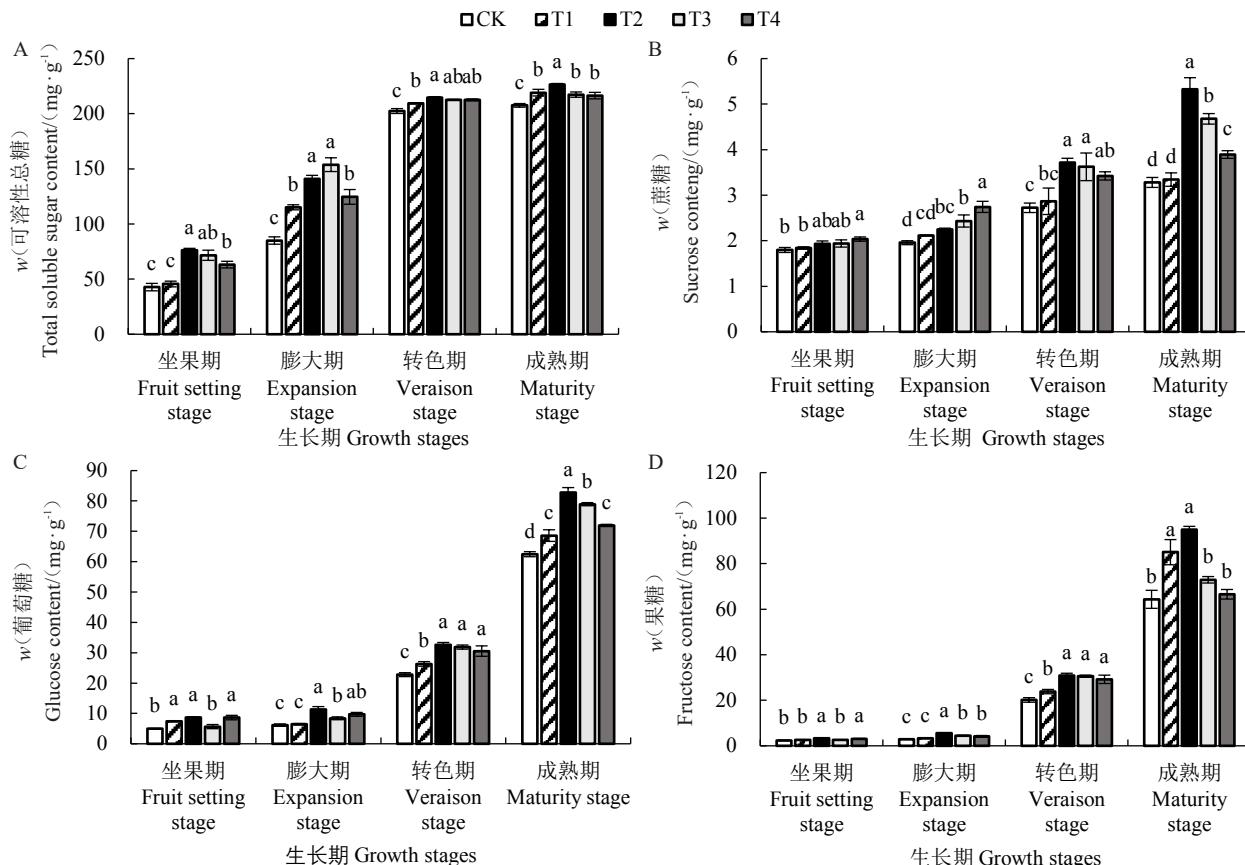


图 1 GABA 对葡萄果实可溶性总糖及糖组分含量的影响  
**Fig. 1 Effect of GABA on total soluble sugars and sugar fractions in grape fruit**

GABA 处理有利于果实可溶性总糖的积累。

坐果期和膨大期蔗糖(图 1-B)、葡萄糖(图 1-C)、果糖(图 1-D)含量缓慢增加,随着葡萄果实成熟,葡萄糖、蔗糖、果糖含量迅速增加。成熟期 GABA 处理均显著提高了葡萄糖含量( $p<0.05$ ),其中 T2 处理效果最好,较 CK 提高了 0.33 倍;成熟期 T2、T3 和 T4 处理蔗糖含量较 CK 均显著提高( $p<0.05$ ),

## 1.5 数据统计分析

采用 SPSS 23.0 进行数据处理,方差分析采用 Duncan's 多重比较。采用 Excel 进行图表绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 GABA 对葡萄果实可溶性总糖及糖组分含量的影响

如图 1-A 所示,在果实发育过程中,膨大期和转色期可溶性总糖含量迅速增加,成熟期增加缓慢;膨大期 GABA 处理葡萄可溶性总糖含量较 CK 提高效果最明显,其中 T3 处理较 CK 提高了 0.81 倍;成熟期 GABA 处理均显著提高了可溶性总糖含量( $p<0.05$ ),其中 T2 处理较 CK 提高了 0.09 倍,说明外源

其中 T2 处理提高效果最为显著,较 CK 提高了 0.63 倍;成熟期 T1 和 T2 处理果糖含量提高显著( $p<0.05$ ),分别较 CK 提高了 0.32 倍、0.48 倍。

### 2.2 GABA 对葡萄果实蔗糖代谢酶活性的影响

在果实发育过程中 CK 处理 SuSy-s 活性呈先升高后降低的变化趋势,葡萄转色期达到最高(图 2-A)。经过 GABA 处理后,各处理 SuSy-s 活性随着时

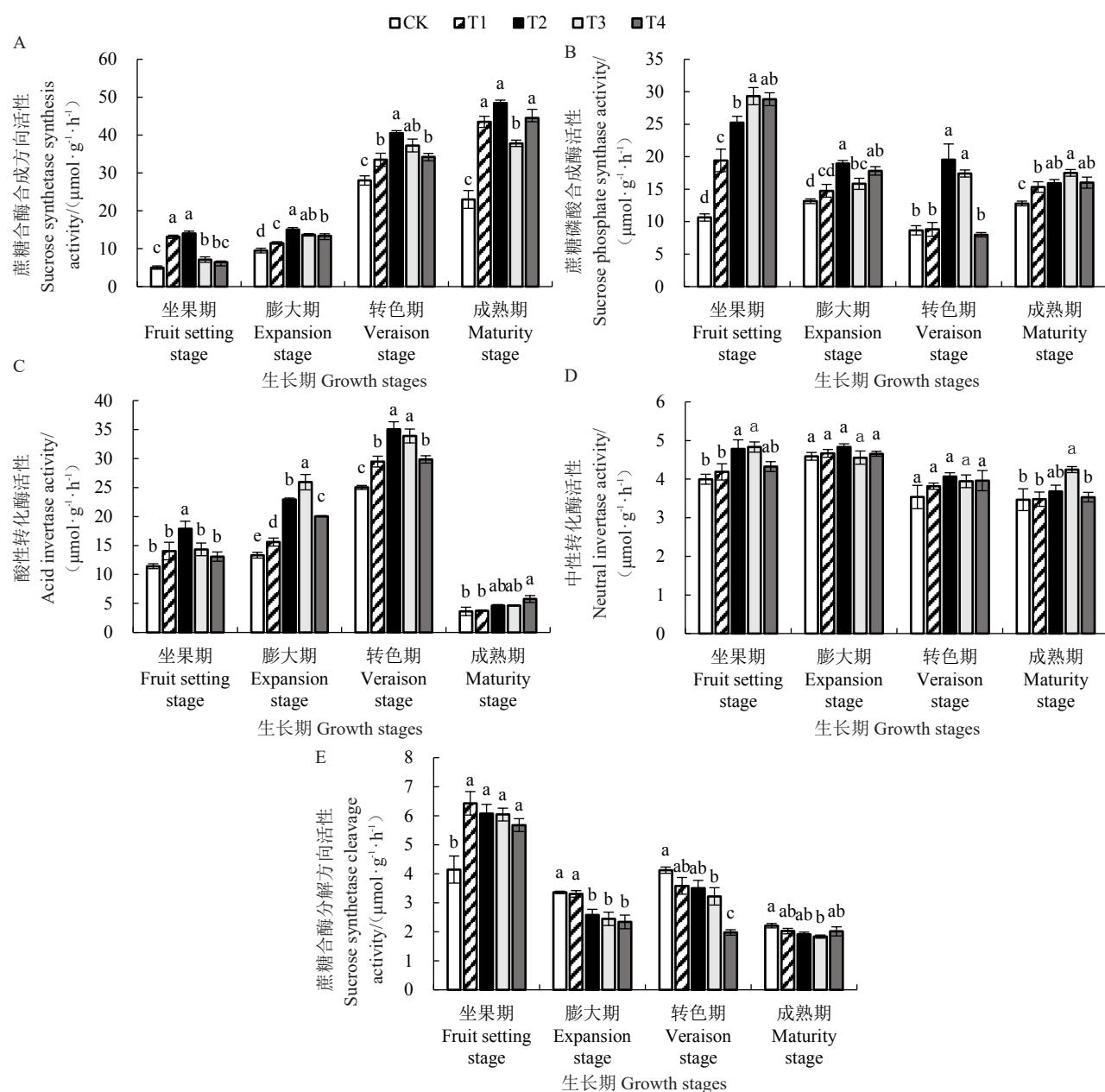


图2 GABA处理对葡萄果实蔗糖代谢酶活性的影响

Fig. 2 Effect of GABA treatment on the enzymatic activity of sucrose metabolism in grape fruit

间的推移,均显著高于CK,其中T2处理效果最为显著( $p<0.05$ ),较CK坐果期、膨大期、转色期和成熟期分别提高了1.79、0.59、0.45、1.11倍。

如图2-B所示,CK处理SPS活性在果实发育过程中呈波动型变化趋势,在膨大期缓慢上升,在转色期到达最低点,随后又开始上升。坐果期GABA处理均显著提高了SPS活性( $p<0.05$ ),分别是CK的0.83、1.37、1.76、1.71倍;从膨大期至成熟期,T2处理和T3处理SPS活性较CK提高显著且波动较小,转色期效果最为显著( $p<0.05$ ),分别是CK的1.25、1.01倍。成熟期GABA处理SPS活性均显著高

于CK( $p<0.05$ ),但不同浓度GABA处理差异不明显。

SuSy-c活性(图2-E)在坐果期最高,随着果实的发育呈迅速下降-缓慢升高-迅速下降趋势,坐果期GABA处理均显著增强了SuSy-c的活性( $p<0.05$ ),其中,T1处理效果最好,较CK提升了0.55倍;但从膨大期开始至成熟期,GABA处理表现出明显的抑制作用,膨大期和转色期T4处理的抑制作用表现最强,成熟期T3处理抑制作用最显著( $p<0.05$ ),较CK降低了17%。说明T2处理能够提高SuSy-s、SPS活性,降低SuSy-c活性,有利于葡萄果实蔗糖大量合成和积累,而T3处理抑制蔗糖分解作用最强。

AI(图2-C)和NI(图2-D)活性随着果实发育均逐渐升高,成熟期AI活性迅速降低,而NI活性降低缓慢。膨大期、转色期GABA处理AI活性均显著提升,其中膨大期T3处理效果最显著( $p<0.05$ ),较CK提高了0.95倍,转色期T2处理最显著( $p<0.05$ ),较CK提高了0.40倍,成熟期各处理间差异均不显著。膨大期和转色期各处理NI活性均没有表现出显著差异,成熟期T3处理效果显著( $p<0.05$ ),较CK提高了0.22倍。AI和NI活性的提高提升了蔗糖转化为葡萄糖和果糖的速率,从而促进了葡萄糖和果糖的积累。

### 2.3 GABA对葡萄果实GABA含量和有机酸组分含量的影响

如图3-A所示,CK处理葡萄GABA含量在果实发育过程中呈先升高后降低的趋势,经过GABA处理后,各处理GABA含量随着时间的推移,均显著高于对照( $p<0.05$ ),其中坐果期T3处理对GABA含量提升的效果最显著,是CK的3.91倍,说明外源GABA处理能提高葡萄果实GABA含量。

草酸含量随着果实成熟逐渐升高(图3-B),而酒石酸含量在果实发育过程中呈现出先升高后略微降低再升高的趋势(图3-C)。经过对GABA处理后,成熟期草酸及酒石酸含量均显著提高( $p<0.05$ ),其中T2处理的效果最为显著,分别是CK的1.21、1.08倍,说明不同浓度GABA处理均能提高草酸及酒石酸含量。

莽草酸(图3-D)含量呈先升高后降低的趋势,坐果期各处理莽草酸含量达到峰值,其中T3处理莽草酸含量最高,是CK的3.23倍,但随着果实的成熟,各处理莽草酸含量均较低且差异较小;而富马酸含量(图3-E)呈缓慢升高的趋势,转色期和成熟期变化较小,成熟期GABA处理显著提高了富马酸含量( $p<0.05$ ),以T2处理效果最显著,富马酸含量较CK提升了0.49倍;说明适宜浓度GABA处理有利于莽草酸及富马酸的积累。

柠檬酸含量(图3-F)随着果实的发育呈先迅速升高、略微降低后再升高的趋势,在膨大期达到峰值,成熟期GABA处理均显著提高了柠檬酸含量( $p<0.05$ ),其中T2处理效果最好,是CK的2.26倍,GABA处理能促进果实柠檬酸的积累。

在果实发育过程中,CK处理 $\alpha$ -酮戊二酸含量(图3-G)呈逐渐降低的趋势,但GABA处理呈先上

升后下降的趋势,转色期达到峰值,其中T2处理效果最为显著( $p<0.05$ ),转色期T2处理是CK的3.74倍,成熟期T2处理是CK的3.41倍。

如图3-H所示,CK处理苹果酸含量随着果实发育呈逐渐降低的趋势,但T2处理呈先上升后下降的趋势,与CK相比,T2处理均显著提高了苹果酸含量( $p<0.05$ ),其中膨大期T2处理苹果酸含量最高,随着果实成熟迅速降低,成熟期T2处理是CK的1.11倍。

### 2.4 GABA对葡萄果实GAD及有机酸代谢相关酶活性的影响

GAD可以通过谷氨酸合成GABA。如图4-A所示,在果实发育过程中,CK处理葡萄GAD活性缓慢降低,经过GABA处理后,各处理GAD活性随着时间的推移,均显著高于CK( $p<0.05$ ),且降低幅度较小,其中,成熟期T4处理提升效果最为显著,较CK提高了0.50倍。

如图4-B所示,CK处理CS活性呈缓慢降低-迅速升高-迅速降低的趋势,转色期活性最高,成熟期迅速降低。坐果期、膨大期和转色期GABA处理CS活性均显著高于CK( $p<0.05$ ),其中膨大期T3处理的提升效果最显著,CS活性是CK的3.95倍。

ACO催化柠檬酸产生水和顺乌头酸,Cyt-ACO和Mit-ACO是植物中的2种同工酶。如图4-C,D所示,Cyt-ACO活性在坐果期最高,随着果实发育逐渐降低,各处理Mit-ACO活性在果实发育过程中均呈迅速降低-缓慢上升的变化趋势,转色期Mit-ACO活性最低。坐果期GABA处理均显著提高了Cyt-ACO和Mit-ACO活性( $p<0.05$ ),其中T3处理效果最为显著,分别是CK的2.90和1.67倍。ACO活性的提高可加快柠檬酸的利用,但ACO活性较CS活性低,有利于柠檬酸积累,NAD-IDH也是柠檬酸降解的控制因子,NAD-IDH活性(图4-E)在果实发育过程中呈先缓慢降低后迅速升高的变化趋势,成熟期NAD-IDH活性最高。NAD-IDH活性成熟期T4处理提升效果最为显著( $p<0.05$ ),是CK的1.58倍。

如图4-F所示,PEPC活性随果实成熟逐渐上升,成熟期酶活性最高且各处理均差异显著( $p<0.05$ ),其中,T2处理提升效果最为显著,较CK提高了0.86倍。NAD-MDH活性在果实发育过程中先迅速升高后缓慢升高(图4-G);成熟期T2、T3和T4处理NAD-MDH活性均与CK差异显著( $p<0.05$ ),其

中T4处理提升效果最显著,较CK提高了0.41倍。CK处理NADP-ME活性在果实发育过程中逐渐升

高(图4-H)。GABA处理与CK相比均显著提升了NADP-ME活性( $p<0.05$ ),以膨大期提升效果最显

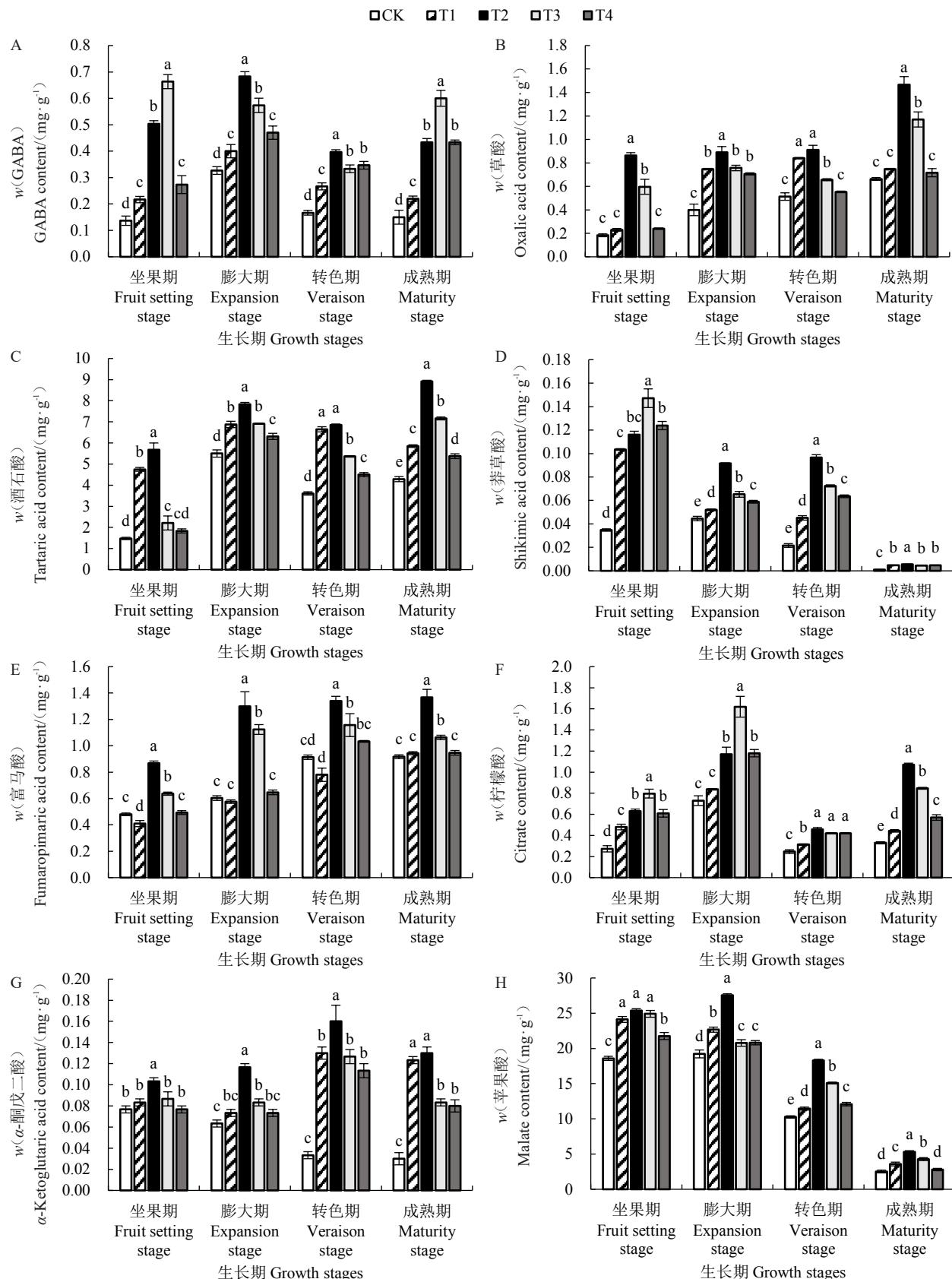


图3 GABA对葡萄果实GABA含量和有机酸组分含量的影响

Fig. 3 Effect of GABA on the GABA content and organic acid fraction content of grape fruit

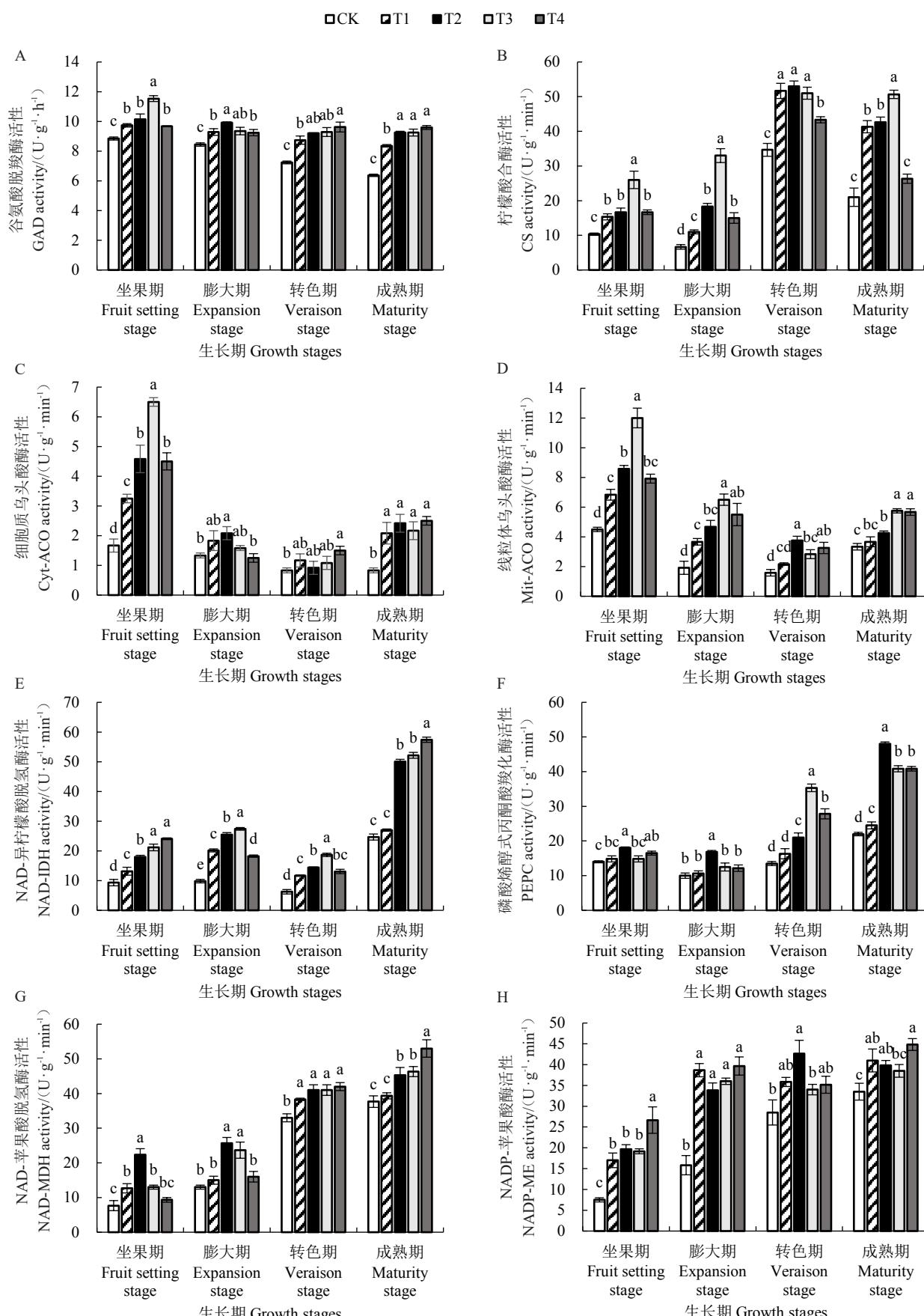


图 4 GABA 对葡萄果实 GAD 及有机酸代谢相关酶活性的影响

Fig. 4 Effect of GABA on the activities of enzymes related to GAD and organic acid metabolism in grape fruit

著,分别是CK的1.44、1.14、1.27、1.51倍,但不同浓度GABA处理的效果不显著。

## 2.5 葡萄果实发育过程中GABA代谢与糖组分含量及糖代谢相关酶活性的相关性

利用SPSS软件对葡萄果实GABA含量、GAD、糖组分含量及糖代谢相关酶活性进行相关性分析,

获得相关系数矩阵(表1)。结果表明,GABA与GAD、NI呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与SPS呈显著正相关( $p<0.05$ )。蔗糖与可溶性糖、葡萄糖、果糖、SuSy-s呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与SuSy-c、NI呈极显著负相关( $p<0.01$ )。葡萄糖和果糖与可溶性糖、蔗糖、SuSy-s呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与

表1 葡萄果实发育过程中GABA代谢与糖组分含量及糖代谢相关酶活性的相关性

Table 1 Correlation of GABA metabolism with sugar content and enzymes activity related to sugar metabolism during grape fruit development

指标 Index	$\gamma$ -氨基丁酸 GABA	谷氨酸 脱羧酶 GAD	可溶性总糖 Total soluble sugars	蔗糖 Sucrose	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	蔗糖合 酶-合成 SuSy-s	蔗糖合 酶-分解 SuSy-c	蔗糖磷 酸合成酶 SPS	酸性 转化酶 AI	中性 转化酶 NI
$\gamma$ -氨基丁酸 GABA	1										
谷氨酸脱羧酶 GAD	0.685**	1									
可溶性总糖 Total soluble sugars	-0.018	-0.408	1								
蔗糖 Sucrose	0.093	-0.193	0.840**	1							
葡萄糖 Glucose	-0.049	-0.323	0.773**	0.898**	1						
果糖 Fructose	-0.099	-0.343	0.764**	0.879**	0.988**	1					
蔗糖合酶-合成 SuSy-s	-0.062	-0.223	0.904**	0.895**	0.846**	0.846**	1				
蔗糖合酶-分解 SuSy-c	-0.095	0.397	-0.749**	-0.677**	-0.633**	-0.626**	-0.590**	1			
蔗糖磷酸合成酶 SPS	0.498*	0.657**	-0.469*	-0.235	-0.220	-0.234	-0.335	0.568**	1		
酸性转化酶 AI	0.087	0.147	0.116	-0.165	-0.484*	-0.491*	-0.003	0.111	-0.136	1	
中性转化酶 NI	0.664**	0.636**	-0.653**	-0.570**	-0.694**	-0.715**	-0.705**	0.379	0.541*	0.201	1

注:\*表示在0.05水平显著相关,\*\*表示在0.01水平极显著相关。下同。

Notes: \* means significant difference ( $p<0.05$ ), \*\* means extremely significant difference ( $p<0.01$ ). The same below.

SuSy-c、NI呈极显著负相关( $p<0.01$ ),与AI呈显著负相关( $p<0.05$ )。

## 2.6 不同浓度GABA处理对葡萄果实发育过程中GABA代谢与有机酸组分含量及有机酸代谢相关酶活性的相关性

利用SPSS软件对葡萄果实GABA含量、GAD活性、有机酸组分含量及有机酸代谢相关酶活性进行相关性分析,获得相关系数矩阵(表2)。结果表明,GABA与GAD、柠檬酸呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与草酸、Mit-ACO呈显著正相关( $p<0.01$ )。草酸与富马酸、酒石酸、IDH、MDH、ME、PEPC呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与GABA、CS呈显著正相关( $p<0.05$ )。富马酸与草酸、酒石酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、CS、MDH、ME、PEPC呈极显著正相关( $p<0.01$ )。酒石酸与草酸、富马酸、ME呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与柠檬酸、MDH呈显著正相关( $p<0.05$ )。莽草酸与GAD、苹果酸、Cyt-ACO、Mit-ACO呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与MDH、PEPC呈显著负相关( $p<0.05$ )。柠檬酸与GABA

呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与酒石酸呈显著正相关( $p<0.05$ )。苹果酸与GAD、莽草酸、MDH、PEPC呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与Mit-ACO呈显著正相关( $p<0.05$ ),与CS、IDH、ME呈显著负相关( $p<0.05$ )。 $\alpha$ -酮戊二酸与富马酸呈极显著正相关( $p<0.01$ ),与GAD、草酸、CS呈显著正相关( $p<0.05$ )。

## 3 讨 论

糖、有机酸是构成果实风味物质的重要组成部分,而在酿酒葡萄中,糖和有机酸含量是影响葡萄酒品质的重要因素。研究表明,酿酒葡萄中的糖类大部分转化为酒精,约10%转化为脂类和酚酸类物质,蔗糖、葡萄糖及果糖含量的提高可以增加葡萄酒的风味强度,而有机酸种类及含量的变化不仅对葡萄酒的口感、色泽及稳定性都有影响,还具有调节酸碱平衡的作用<sup>[18]</sup>;张扬等<sup>[19]</sup>研究表明酒石酸等有机酸含量的提高可以增强葡萄酒的色泽和香气。在蛇龙珠葡萄发育过程中,各种糖类物质含量逐渐上升,有机酸含量逐渐降低,在果实成熟期,蛇龙珠葡萄中葡萄糖含量

表2 葡萄果实发育过程中GABA代谢与有机酸组分含量及有机酸代谢相关性的相关性

Table 2 Correlation of GABA metabolism with the content of organic acid components and enzymes activity related to organic acid metabolism during grape fruit development

指标 Index	$\gamma$ -氨基 丁酸 GABA	谷氨酰 胺脱羧酶 GAD	草酸 Oxalic acid	富马酸 Oxalidic acid	酒石酸 Fumaropimelic acid	莽草酸 Shikimic acid	柠檬酸 Citric acid	苹果酸 Malate	$\alpha$ -酮戊二酸 $\alpha$ -Ketoglutaric acid	线粒体鸟 头酸酶 CS	细胞质鸟 头酸酶 Cyt-ACO	苹果酸 脱氢酶 MDH	异柠檬酸 脱氢酶 IDH	苹果酸 脱氢酶 ME	磷酸烯醇式丙 酸羧化酶 PEPC
$\gamma$ -氨基丁酸 GABA	1														
谷氨酸脱羧酶 GAD	0.685**	1													
草酸 Oxalic acid	0.526*	0.062	1												
富马酸 Fumaropimanic acid	0.431	0.133	0.725**	1											
酒石酸 Tartaric acid	0.442	-0.004	0.818**	0.678**	1										
莽草酸 Shikimic acid	0.375	0.697**	-0.274	-0.061	-0.259	1									
柠檬酸 Citrate	0.752**	0.384	0.413	0.286	0.519*	0.161	1								
苹果酸 Malate	0.344	0.575**	-0.363	-0.204	-0.155	0.844**	0.327	1							
$\alpha$ -酮戊二酸	0.285	0.458*	0.451*	0.675**	0.429	0.288	0.040	0.091	1						
$\alpha$ -Ketoglutaric acid															
柠檬酸合酶 CS	0.066	-0.060	0.539*	0.649***	0.356	-0.203	-0.159	-0.521*	0.559*	1					
细胞质鸟头酸酶	0.397	0.724**	-0.109	-0.207	-0.368	0.628**	0.130	0.400	0.067	-0.278	1				
Cyt-ACO															
线粒体鸟头酸酶	0.532*	0.737**	-0.071	-0.167	-0.303	0.040**	0.337	0.445*	0.023	-0.273	0.907**	1			
Mit-ACO															
异柠檬酸脱氢酶 IDH	0.427	0.156	0.616**	0.406	0.409	-0.408	0.371	-0.520*	0.087	0.232	0.158	0.220	1		
苹果酸脱氢酶 MDH	0.034	-0.261	0.630**	0.677**	0.470*	-0.547*	-0.174	0.790**	0.334	0.782**	-0.387	-0.393	0.545*	1	
苹果酸酶 ME	0.246	-0.137	0.655**	0.597**	0.645**	-0.378	0.246	-0.500*	0.299	0.574**	-0.387	-0.288	0.531*	0.725**	1
磷酸烯醇式丙酮 酸羧化酶 PEPC	0.139	0.037	0.607**	0.571**	0.353	-0.453*	-0.033	0.682**	0.328	0.576**	-0.049	-0.082	0.781**	0.494*	1

略高于果糖含量,蔗糖含量较低,有机酸中酒石酸和苹果酸含量最高,10 mmol·L<sup>-1</sup> GABA 处理后,蔗糖、葡萄糖及果糖含量均显著高于对照,且果糖含量略高于葡萄糖含量,酒石酸、苹果酸、柠檬酸等有机酸含量也显著提高。因此,外源 GABA 处理提高了酿酒葡萄糖和有机酸含量,使酿酒葡萄果实达到适宜的糖酸含量,可能是提高葡萄酒品质的重要措施。

研究表明,外源喷施 GABA 通过提高正常条件和低温条件下番茄叶片叶绿素含量,提高抗氧化酶活性和叶片净光合速率,从而提高可溶性糖、还原糖及非还原糖含量<sup>[20]</sup>。GAD 作为 GABA 支路中 GABA 合成的关键酶,拟南芥 GAD 突变体种子表现出部分糖和有机酸含量降低<sup>[8]</sup>。在本研究中,通过喷施不同浓度的 GABA,各处理均表现出可溶性糖、葡萄糖、果糖、蔗糖含量增加。

在植物中,蔗糖、葡萄糖及果糖的积累主要由 SuSy、SPS、AI 及 NI 共同调控,蔗糖的合成通过 SuSy 和 SPS 催化,而葡萄糖和果糖的积累则来自蔗糖的分解,由转化酶和 SuSy 催化<sup>[21]</sup>。在蛇龙珠葡萄果实发育过程中,在果实发育初期 SPS 活性较高,在果实发育后期活性下降,SuSy-s 活性则在果实发育的中后期迅速升高,而果实中的蔗糖含量随着果实的成熟逐渐升高,因此,SuSy 可能是决定果实蔗糖积累的重要因素。通过相关性分析发现,蔗糖含量与 SuSy-s 活性呈极显著正相关,与 SuSy-c 活性、NI 活性呈极显著负相关,说明 SuSy 可能是调控果实蔗糖含量的关键酶,而 NI 可能是果实成熟过程中调控蔗糖分解的关键酶;这与寇单单等<sup>[22]</sup>的结果一致。通过分析发现,GABA 含量与 SPS 活性呈显著正相关,GABA 可能通过影响 SPS 活性影响蔗糖含量,但其调控机制仍需进一步研究。外源 GABA 处理显著提高了葡萄糖和果糖的水平和转化酶活性,而 GABA 处理在果实发育中后期,SuSy-c 活性在果实发育过程中呈缓慢降低的趋势,且酶活性均较低, AI 活性在果实发育过程中逐渐升高,且活性较高, AI 可能在调控葡萄糖和果糖积累过程中发挥关键作用,与文献[23-24]结论一致。通过相关分析发现,GABA 含量与 NI 活性呈极显著正相关,说明 GABA 也可能通过提高 NI 活性,从而影响蔗糖代谢。研究表明,蔗糖可作为信号分子调控基因的表达,从而影响酶催化活性<sup>[25]</sup>。蔗糖水平的提高可能提高了转化酶活性,进而促进了葡萄糖和果糖的积累<sup>[26]</sup>。本研

究结果显示外源 GABA 处理提高了蔗糖合成相关酶的活性,降低 SuSy-c 活性,促进了蔗糖的积累,通过提高转化酶活性提高了葡萄糖和果糖含量。但其调控机制仍需进一步研究。

谷氨酸脱羧酶(GAD)是谷氨酸合成 GABA 的限速酶,外源 GABA 通过提高 GAD、GABA-T 活性和 *CmGAD* 基因表达量,促进 GABA 的生物合成,进而增强了 GABA 支路的效率<sup>[27-28]</sup>。这与本研究的结果一致,外源 GABA 条件下,GAD 活性和 GABA 含量显著提高,相关性分析表明,GABA 含量与 GAD 活性呈极显著正相关,说明 GAD 可能是 GABA 合成的关键酶。

GABA 通过 GABA 支路连接三羧酸循环,而三羧酸循环是果实中碳水化合物、有机酸和氨基酸代谢的桥梁<sup>[29]</sup>。果实中各种有机酸的积累取决于有机酸的合成、降解和利用的平衡<sup>[30]</sup>。酒石酸、苹果酸、琥珀酸、草酸和柠檬酸是影响葡萄果实风味的主要有机酸,受 PEPC、NADP-ME、NADP-IDH、Cyt-ACO、NAD-MDH 和 CS 直接或间接调节。PEPC 将磷酸烯醇丙酮酸催化为草酰乙酸,随后在 NAD-MDH 存在下降解为苹果酸或通过 CS 降解为柠檬酸,而苹果酸可通过 NADP-ME 进一步降解为丙酮酸,柠檬酸盐可通过 ACO 和 NAD-IDH 分解为  $\alpha$ -酮戊二酸和二氧化碳<sup>[31]</sup>。喷施使用同位素标记的 GABA 发现,GABA 能快速转化为琥珀酸并进入 TCA 循环<sup>[32]</sup>。有学者发现外源 GABA 能提高 TCA 循环的速率,增强酸代谢相关酶活性,从而促进了有机酸的积累<sup>[6,33]</sup>。Shoukun<sup>[5]</sup>认为 GABA 处理的果实可加速苹果酸的生物合成和抑制其分解,通过上调 *MdGAD*、*MdGABA-T* 和 *MdSSADH*,促进 GABA 分流的活性,这可能导致琥珀酸和 GABA 的积累。笔者在本研究中发现外源 GABA 增加了果实中 CS、Cyt-ACO、Mit-ACO、NAD-IDH、PEPC、NAD-MDH、NADP-ME 的活性,果实中草酸、酒石酸、莽草酸、富马酸、柠檬酸、 $\alpha$ -酮戊二酸和苹果酸含量也显著提高,通过相关性分析发现,GABA 含量与柠檬酸含量呈极显著正相关,与草酸含量呈显著相关,说明 GABA 处理能促进柠檬酸和草酸的积累。可能是外源喷施 GABA 后,能使果实中 GABA 含量迅速升高,GABA 通过 GABA 支路转化为琥珀酸进入 TCA 循环,琥珀酸含量的增加通过负反馈调节使  $\alpha$ -酮戊二酸含量增加,从而降低柠檬酸的分解速率,促进了柠檬酸的积累;而琥珀酸含量的增加也可提高苹果酸

合成的底物水平,从而促进苹果酸的积累;TCA 循环速率的提高为其他中间代谢产物提供了较高水平的底物,促进了草酸、酒石酸、莽草酸、富马酸的积累。有研究表明,GABA 调节 ALMT(铝活化阴离子蛋白)的活性来引发跨膜电位差的变化,从而影响三羧酸循环的中间代谢产物<sup>[34]</sup>。Alexis<sup>[35]</sup>的研究表明 *VvALMT9* 能够介导向内整流苹果酸盐和酒石酸盐电流,促进这些二羧酸在葡萄浆果液泡中的积累。

## 4 结 论

研究结果表明,外源 GABA 通过提高 SuSy-s 和 SPS 活性,抑制 SuSy-c 活性来促进蔗糖的积累,通过提高转化酶活性来促进葡萄糖和果糖的积累。外源喷施 GABA 通过提高 GAD 活性来促进 GABA 的生物合成,从而提高 TCA 循环速率,柠檬酸合酶、细胞质鸟头酸酶和线粒体鸟头酸酶、NAD-异柠檬酸脱氢酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶、NAD-苹果酸脱氢酶和 NADP-苹果酸酶活性均显著提高,促进了草酸、酒石酸、莽草酸、富马酸、柠檬酸、 $\alpha$ -酮戊二酸和苹果酸的积累,进而改善了葡萄风味品质,以叶面喷施 10 mmol·L<sup>-1</sup>GABA 效果最好。

## 参考文献 References:

- [1] JULIA B, CLAUDIO O B, LUCÍA P, MARTIN A L, VERÓNICA A L, RICARDO M, CARLOS S A, MARÍA F D, MARÍA V L. Carbon metabolism of peach fruit after harvest: changes in enzymes involved in organic acid and sugar level modifications[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(6): 1823-1837.
- [2] CRYSTAL S, LAURENT G D, GRANT R C, CHRISTOPHER M F, KATHLEEN L S. Regulation of malate metabolism in grape berry and other developing fruits[J]. Phytochemistry, 2009, 70(11):1329-1344.
- [3] 苏静,祝令成,刘茜,彭云静,马百全,马锋旺,李明军.果实糖代谢与含量调控的研究进展[J].果树学报,2022,39(2):266-279.  
SU Jing, ZHU Lingcheng, LIU Xi, PENG Yunjing, MA Baiquan, MA Fengwang, LI Mingjun. Research progress on sugar metabolism and concentration regulation in fruit[J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(2):266-279.
- [4] ALAN W B, BARRY J S. Does the GABA shunt regulate cytosolic GABA?[J]. Trends in Plant Science, 2020, 25(5):422-424.
- [5] SHOUKUN H, YUYU N, WEI Q, YIHENG H, QIUYAN B, YANRONG L, JINGPING R. Exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid treatment that contributes to regulation of malate metabolism and ethylene synthesis in apple fruit during storage[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(51): 13473-13482.
- [6] FARAJ H, NABIL K. Exogenous GABA is quickly metabolized to succinic acid and fed into the plant tca cycle[J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(3):e1573096.
- [7] LI L, DOU N, ZHANG H, WU C X. The versatile GABA in plants[J]. Plant Signaling & Behavior, 2021, 16(3):1862565.
- [8] AARON F, ADRIANO N N, RUTHIE A, MARTIN L, PHUONG A P, LUHUA S, RICHARD P H, JOHNATHAN A N, GAD G, ALISDAIR R F. Targeted enhancement of glutamate-to- $\gamma$ -aminobutyrate conversion in *Arabidopsis* seeds affects carbon-nitrogen balance and storage reserves in a development-dependent manner[J]. Plant Physiology, 2011, 157(3):1026-1042.
- [9] 刘晓涵,陈永刚,林励,庄满贤,方晓娟.蒽酮硫酸法与苯酚硫酸法测定枸杞子中多糖含量的比较[J].食品科技,2009,34(9):270-272.  
LIU Xiaohan, CHEN Yonggang, LIN Li, ZHUANG Manxian, FANG Xiaojuan. Comparison of methods in determination of polysaccharide in *Lycium barbarum* L. [J]. Food Science and Technology, 2009, 34(9):270-272.
- [10] 贺雅娟,马宗桓,韦霞霞,李玉梅,李彦彪,马维峰,丁孙磊,毛娟,陈佰鸿.黄土高原旱塬区不同品种苹果果实糖及有机酸含量比较分析[J].食品工业科技,2021,42(10):248-254.  
HE Yajuan, MA Zonghuan, WEI Xiaoxia, LI Yumei, LI Yanbiao, MA Weifeng, DING Sunlei, MAO Juan, CHEN Baihong. Comparative analysis of sugar and organic acid contents of different apple cultivars in dryland of loess plateau[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(10):248-254.
- [11] 张弦.不同施肥水平对‘嘎拉’苹果果实糖、酸生理代谢的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.  
ZHANG Xian. Effects of different potassium level on sugar and acid metabolism in Gala apple fruit[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2016.
- [12] 潘俨.库尔勒香梨果实发育及采后糖代谢与呼吸代谢关系的研究[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2016.  
PAN Yan. The relationship between sugar metabolism and respiratory metabolism throughout fruit development and postharvest of Korla Fragrant pear (*Pyrus Sinkiangensis* Yu) [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2016.
- [13] PHAIWAN P, PARITA T, TIPAWAN T, PANATDA J, FENG C, SUDARAT J. Glutamate decarboxylase (gad) extracted from germinated rice: enzymatic properties and its application in soy-milk[J]. Journal of Nutritional Science and Vitaminology, 2019, 65:S166-S170.
- [14] PHUONG H L, LIESA V, THIEN T L, YANNICK V, KATLEEN R. Implementation of hplc analysis for  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) in fermented food matrices[J]. Food Analytical Methods, 2020, 13(5):1190-1201.
- [15] 李彦彪,马维峰,贾进,牟德生,李生保,毛娟.河西走廊不同产地‘赤霞珠’酿酒葡萄果实品质评价[J].西北植物学报,2021,41(5):817-827.  
LI Yanbiao, MA Weifeng, JIA Jin, MU Desheng, LI Shengbao, MAO Juan. Evaluation on fruit quality of Cabernet Sauvignon wine grapes from different producing areas in hexi corridor[J]. Acta Botanica Boreali Occidentalis Sinica, 2021, 41(5): 817-827.

- [16] 罗安才.柑橘果实有机酸代谢生理和奉节脐橙芽变株系的AFLP分析研究[D].重庆:西南农业大学,2003.
- LUO Ancai. Research on the organic acids metabolism in citrus fruits and the AFLP analysis of the fengjie navel orange mutants[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2003.
- [17] 刘丽媛.山葡萄糖酸积累规律及代谢调控机理研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.
- LIU Liyuan. The physiological study on the sugar and acid accumulations and metabolic regulation mechanisms of *Vitis amurensis* Rupr. grape[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2016.
- [18] 曹炜玉,路文鹏,舒楠,杨义明,范书田.葡萄酒风味物质及其影响因素研究进展[J].中国酿造,2022,41(5):1-7.
- CAO Weiyu, LU Wenpeng, SHU Nan, YANG Yiming, FAN Shutian. Research progress on wine flavor substances and their influencing factors[J]. China Brewing, 2022, 41(5): 1-7.
- [19] 张扬,彭晶晶,李坤一,杨洁,郭安鹤.发酵前添加有机酸对‘西拉’红葡萄酒颜色和感官质量的影响[J/OL].食品与发酵工业:[2022-08-20]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1802.TS.20220712.1408.009.html>.
- ZHANG Yang, PENG Jingjing, LI Kunyi, YANG Jie, GUO Anque. Effects of organic acid added before fermentation on color and sensory quality of Syrah red wine[J/OL]. Food and Fermentation Industries: [2022-08-20]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1802.TS.20220712.1408.009.html>.
- [20] OLA H AE, AMR E, GNIEWKO N, REHAM F, TOMASZ W, SOUMYA M, AYMAN F A, HUSSIEN M E, AHMED A E, HANY G A E, EHAB A, ADIL A G, NIHAL E N, AHMED M E, AHMED B, MOHAMED F M I. Protective effect of  $\gamma$ -aminobutyric acid against chilling stress during reproductive stage in tomato plants through modulation of sugar metabolism, chloroplast integrity, and antioxidative defense systems[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:663750.
- [21] MUHAMMAD J U, LUQMAN B S, HAILESLASSIE G, SHENGJIE Z, PINGLI Y, HONGJU Z M O K, MUHAMMAD A, XUQIANG L, NAN H, CHENGSHENG G, WENGE L. Identification of key gene networks controlling organic acid and sugar metabolism during watermelon fruit development by integrating metabolic phenotypes and gene expression profiles[J]. Horticulture Research, 2020, 7(1):193.
- [22] 寇单单,张叶,王朋飞,李东东,张学英,陈海江.‘仓方早生’桃及其早熟芽变果实蔗糖和苹果酸积累与相关基因表达[J].园艺学报,2019,46(12):2286-2298.
- KOU Dandan, ZHANG Ye, WANG Pengfei, LI Dongdong, ZHANG Xueying, CHEN Haijiang. Differences in sucrose and malic acid accumulation and the related gene expression in ‘Kurakato Wase’ peach and its early- ripening mutant[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2019, 46(12):2286-2298.
- [23] 龚荣高,张光伦,吕秀兰,曾秀丽,罗楠,胡强.脐橙在不同生境下果实蔗糖代谢相关酶的研究[J].园艺学报,2004,31(6):719-722.
- GONG Ronggao, ZHANG Guanglun, LÜ Xiulan, ZENG Xiuli, LUO Nan, HU Qiang. Studies on the sucrose-metabolizing enzymes in navel orange fruit from different habitats[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2004, 31(6):719-722.
- [24] 高彦婷,张芮,李红霞,魏鹏程.水分胁迫对葡萄糖分及其蔗糖代谢酶活性的影响[J].干旱区研究,2021,38(6):1713-1721.
- GAO Yanting, ZHANG Rui, LI Hongxia, WEI Pengcheng. Effect of water stress on sugar accumulation and sucrose metabolism enzyme activities of greenhouse grape fruit[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6):1713-1721.
- [25] JULIA W, SJEF S, JOHANNES H. Sucrose: metabolite and signaling molecule[J]. Phytochemistry, 2010, 71(14): 1610-1614.
- [26] BERNARD F, PHILIPPE J, MARC C, COLETTE G, OLIVIER H, DOMINIQUE R, DIDIER M. Acid invertase as a serious candidate to control the balance sucrose versus(glucose + fructose) of banana fruit during ripening[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(2):197-206.
- [27] YUXING L, BOYANG L, YUXIAO P, CHENLU L, XIUZHI Z, ZHIJUN Z, WEI L, FENGWANG M, CUIYING L. Exogenous GABA alleviates alkaline stress in malus hupehensis by regulating the accumulation of organic acids[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261:108982.
- [28] 梁静宜,郭凡,赵科,王鸿飞,许凤.外源 $\gamma$ -氨基丁酸对鲜切南瓜品质和 $\gamma$ -氨基丁酸代谢的影响[J].食品工业科技,2022,43(19):385-392.
- LIANG Jingyi, GUO Fan, ZHAO Ke, WANG Hongfei, XU Feng. Effect of exogenous quality and  $\gamma$ -aminobutyric acid on GABA metabolism in fresh-cut pumpkins[J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(19):385-392.
- [29] ETIENNE A, GÉNARD M, LOBIT P, MBEGUIÉ-AMBÉGUIÉ D, BUGAUD C. What controls fleshy fruit acidity? A review of malate and citrate accumulation in fruit cells[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(6):1451-1469.
- [30] YANG C, CHEN T, SHEN B R, SUN S X, SONG H Y, CHEN D, XI W P. Citric acid treatment reduces decay and maintains the postharvest quality of peach (*Prunus persica* L.) fruit[J]. Food Science & Nutrition, 2019, 7(11):3635-3643.
- [31] FAMIANI F, BONGHI C, CHEN Z H, DRINCOVICH M F, FARINELLI D, LARA M V, PROIETTI S, ROSATI A, VIZZOTTO G, WALKER R P. Stone fruits: Growth and nitrogen and organic acid metabolism in the fruits and seeds: A review[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 572601.
- [32] FARAJ H, NABIL K. The use of deuterium-labeled gamma-aminobutyric (d6-GABA) to study uptake, translocation, and metabolism of exogenous GABA in plants[J]. Plant Methods, 2020, 16(1):24.
- [33] ZHOU L, JINGJIN Y, YAN P, BINGRU H. Metabolic pathways regulated by  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) contributing to heat tolerance in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*) [J]. Scientific Reports, 2016, 6(1):30338.
- [34] MATTHEW G, STEPHEN D T. Linking metabolism to membrane signaling: the GABA- malate connection[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(4):295-301.
- [35] ALEXIS D A, ULRIKE B, RITA F, JINGBO Z, MARIA M C, ANA R. The vacuolar channel vvalmt9 mediates malate and tartrate accumulation in berries of *Vitis vinifera*[J]. Planta, 2013, 238(2):283-291.